维普资讯 http://www.cqvip.com

动 物 学 研 究 2005, Oct. 26 (5): 479-483 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

高原鼠兔贮草行为初探

张 毓[1,2], 刘 伟[1,*], 王学英[1,2]
(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 2004年7—10月, 在青海省果洛州玛沁县境内的大武镇东南方向25 km处的格多牧委会草场, 采用样带法和样方法对高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 贮草行为过程中刈割植物的种类和放置方式进行初步研究。结果表明: 高原鼠兔在植物的生长旺盛期具有为冬季贮藏干草堆的行为, 贮草行为始于7月, 结束于10月初。高原鼠兔对所刈割植物种类的选择, 在一定程度上受栖息地植被物种丰富度的影响, 并且将刈割植物放置于具有宽大叶片的植物上, 以防止干草的腐烂。挖洞结果显示, 高原鼠兔具有洞内贮藏食物的习性。

关键词: 高原鼠兔; 贮草行为; 干草堆; 牧草
中图分类号: Q959.836; Q958.12; S543.9 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853 (2005) 05-0479-05

A Preliminary Study of Caching Behavior of the Plateau Pika

ZHANG Yu[1,2], LIU Wei[1,*], WANG Xue-ying[1,2]
(1. *Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China;*
2. *Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*)

Abstract: We studied caching behavior in the plateau pika *Ochotona curzoniae* in the Dawu, Guo Luo, Qinghai Province from July to October of 2004 when caching behaviour occurs. Counts of cradaled plant species were obtained using placement, quadrat sampling, and transection methods. The results showed that in the growing season plateau pika cached hay-piles for feeding in the winter. Plant species chosen by the plateau pika reflected their habitat vegetation. Plants collected by plateau pika were placed on plants with spacious leaves to prevent the hay-piles from rotting. The results of excavation indicated that plateau pika habitually store food in holes.

Key words: *Ochotona curzoniae*; Caching behavior; Hay piles; Pasturage

动物觅食行为是行为生态学研究的一个重要内容。动物的觅食方式取决于食物的种类和食物的性质, 并且动物的觅食行为是随环境条件的变化而改变的。随着个体发育阶段的不同和新情况的出现, 动物觅食行为不断发生适应性变化, 这是动物对环境适应的一个重要方面 (Shang, 1998)。在食物数量波动较大的地方, 特别是在气候严酷的地区, 动物的贮食行为是很常见的。因此, 贮食行为, 就意味着在动物的生存环境中存在着食物周期性的短缺 (Formozov, 1996)。地球上绝大多数地方都具有明显的季节性: 一些地区四季分明; 另一些地区只有冷暖之别, 后者通常都有漫长的冬季。在冬季这段时期内, 气候寒冷和食物短缺, 这就给栖息在这些地区的各种动物造成了威胁。但是, 为了生存, 一些动物在长期的进化过程中, 逐渐形成了各种能够适应这种恶劣气候和食物短缺条件下的生存对策 (Su & Liu, 2000)。许多动物贮存食物是在长期的进化过程中形成的一种重要的生存对策。贮存行为在啮齿动物中得到了飞跃的发展, 它们在冬季要贮存大量的果实和种子, 以备食用 (Shang, 1998)。

世界陆生哺乳动物中, 鼠兔科是全北界特有的三科之一, 分布于欧洲东南部、亚洲及北美西北部

收稿日期: 2005-03-14; 接受日期: 2005-05-19
基金项目: 国家"十五"科技攻关重大项目 (2001BA606A-02)
* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: liuwei@nwipb.ac.cn

维普资讯 http://www.cqvip.com

(Wang et al, 1989)。从20世纪六十年代开始，鼠兔的贮食行为受到动物生态学家的关注，在已经确定的10种具有贮草行为的鼠兔中（Su et al, 2004)，国外大部分的研究均集中于北美鼠兔（*Ochotona princeps*）贮存干草堆的功能（Dearing, 1997a; Kawamichi, 1976)、特征和生态学意义的研究（Milllar & Zwickel, 1972; Conner, 1983)、北美鼠兔贮草行为对生态系统影响的研究（Aho et al, 1998; HunMammtly et al, 1986)、对干草堆中次生化合物处理方法的研究（Dearing, 1996, 1997b)。目前我国仅限于对达乌耳鼠兔（*Ochotona daurica*）(Zhong et al, 1982; Zhang, 1994）和甘肃鼠兔（*Ochotona cansus*）(Su et al, 2004）贮草行为及生物学意义的研究，报道相对较少。国外学者认为，鼠兔的刈割行为可能对当地的植物群落具有一定的调节作用（Aho et al, 1998)。

栖息于青藏高原的小型植食类哺乳动物——高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*)，因其特有的生态特性和生存环境，高原鼠兔受到许多学者的青睐。Smith et al (1986）和Wang & Smith (1988）的研究表明，高原鼠兔喜欢选择开阔的栖息地，一般不进入封闭程度较高的栖息地。有关高原鼠兔的生物学特性已有大量报道（Liang, 1981; Shi, 1983; Sheng & Cheng, 1984; Bian & Zhou, 1999)，但有关高原鼠兔是否在冬季来临前进行贮草尚未报道。本文通过连续的野外观察，对高原鼠兔的贮草行为进行初步探讨。

1 研究地区与方法

1.1 研究地区概况

研究区域位于青海省果洛州玛沁县境内的大武镇东南方向25公里处的格多牧委会草场，地处东经100°26′~100°41′，北纬34°17′~34°25′，海拔3 980 m。格多牧委会草场属高原寒冷气候类型，年均温 -2.6 ℃≥0 ℃，年积温914.3 ℃，日照时间2576.0 h，年降水量513.02 mm，5—9月降水437.10 mm，占年降水量的80.52%，无绝对无霜期，牧草生长期110~130 h（Wang et al, 2004)。主要植被类型有高山嵩草草甸和高山灌丛草甸；土壤类型以高山草甸土和高山灌从土为主。

1.2 研究方法

2004年7月起，对2 hm^2左右试验样地内的高原鼠兔的贮草行为进行观察。

在8月下旬，对样地内植物群落优势种采用样方法进行了调查。由于退化草地的极度不均匀性，在2 hm^2的样地内，选择5块高原鼠兔大量刈割植物的区域进行取样，样方大小为50 cm×50 cm，重复3次，测定指标为高原鼠兔大量刈割植物的生物量比例。采用样带法进行刈割植物种类调查：在样地内设置两条长200 m的平行样带，间隔100 m，每隔10 m采样，采用50 cm×50 cm样方框，每条样带各调查20个样方，于8月29日和9月29日对高原鼠兔刈割下的零散植物进行分类收集，记录样方框内植物种类，当天将收集的植物带回实验室于70℃烘干后称重。

为了进一步证明高原鼠兔贮藏干草堆，在9月底对样地内的5个高原鼠兔洞进行了挖掘，并将挖到的干草带回实验室称重。

样地内所发现的40个不同大小的干草堆，要为下一年试验备用，因此，只进行了一些定性的观察。

2 结 果

2.1 贮草行为的时间

根据野外观察，高原鼠兔从7月中旬开始建立干草堆，期间只对较高的植株进行刈割；8—9月中旬达到顶峰，几乎对所有直立的植株进行刈割并形成草堆置于洞口附近；9月下旬—10月初，贮草活动减弱，偶尔观察到被高原鼠兔刈割下的植物。

2.2 刈割植物的种类及优势种植物调查

通过连续的（8月—9月底）野外观察，发现高原鼠兔刈割下的植物并非全部都形成干草堆。在样地内共发现了40个较大干草堆，并随着时间的推移干草堆逐渐增多增大。据测定最大的有两公斤左右，同时发现高原鼠兔将一些直立型植物刈割后放置于原地，并不形成干草堆。

表1结果表明，8月下旬，高原鼠兔对细叶亚菊的刈割最频繁，在调查的20个样方中出现了14次且生物量也最大；其次是甘肃马先蒿，出现12次；再次是紫菀、棱子芹等。9月下旬，植被分类中，植物的种类不再以单一植物为主，而是出现了种类的泛化。两个月的结果对比后发现，随时间的推移，高原鼠兔刈割的植物发生了明显的变化，但细叶亚菊始终是高原鼠兔最喜欢刈割的植物。在栖息地植物群落调查中发现，细叶亚菊同样也是样地内的优势种植物。

维普资讯 http://www.cqvip.com

在样地内，植物种类分布呈不均匀状态，不同区域优势种植物不同。除细叶亚菊在样地内广泛分布外，其余4种植物为斑块状分布，并分别被高原鼠兔大量刈割。从这些区域的样方调查结果（表2）可以看出，这5种植物在群落中的比例均超过20%，最高达32.12%。这表明高原鼠兔大量刈割植物的种类与该区域植物优势种有密切的关系。

2.3 刈割植物的贮存方式

在贮草初期，高原鼠兔首先对直立型的植株进行刈割，将刈割下的植物或单独放置于原地，或形成不同大小的干草堆，并且将大多数植物置于独一味（*L. ratata*）等具有宽大叶片鲜活植物上。在2个月的观察中发现样地内垂穗披碱草被高原鼠兔刈割下形成草堆后，均置于独一味这一独特的植物叶片上。而其他类型的植物则放置于独一味、大黄（*R. pumilum*）叶片或黄花棘豆（*O. ochrocephala*）丛上。9月下旬，再次对刈割下的植物进行了观察，发现高原鼠兔将刈割下的低矮植物，如麻花艽等仍

表1 8—9月份高原鼠兔刈割植物的种类

Tab. 1 Cradled plant species by the plateau pikas during August and September

植物种类 Plant species	8月		9月	
	干重（g）Dry weight	频次 Frequency	干重（g）Dry weight	频次 Frequency
细叶亚菊 *Ajania tenuifolia*	21.84	14	3.3	8
甘肃马先蒿 *Pedicularis kansuensis*	21.64	12	1.19	4
紫菀 *Aster*	0.68	4	6.94	3
棱子芹 *Pleur ospermum*	0.19	3	1.18	4
垂穗披碱草 *Elymus nutans*	1.33	2	—	—
黄花棘豆 *Oxytropis ochrocephala*	0.76	1	2.49	1
多裂委陵菜 *Potentilla multifida*	0.11	1	—	—
忍冬 *Lonicera*	0.01	1	—	—
蓝翠雀花 *Delphinium coeruleum*	0.13	1	—	—
香薷 *Elsholtzia*	0.17	1	—	—
黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea*	4.10	1	—	—
西藏微孔草 *Microula tibetica*	5.05	1	—	—
露蕊乌头 *Aconitum gymnadrum*	0.97	1	—	—
鹅绒委陵菜 *Potentilla anserina*	—	—	1.68	5
麻花艽 *Gentiana straminea*	—	—	0.58	3
早熟禾 *Poa*	—	—	0.74	5
西伯利亚蓼 *Polygonum sibiricum*	—	—	0.43	1
乳白香青 *Anaphalis lacteal*	—	—	9.65	6

表2 优势种植物调查

Tab. 2 Investigation of dominance plants

种类 Species	干重 Dried weight (g)	样方总生物量 Total biomass ($g/0.25\ m^2$)	优势种百分比 Percent of dominance (%)
黄花棘豆 *Oxytropis ochrocephala*	11.91 ± 1.02	41.36	28.79
细叶亚菊 *Ajania tenuifolia*	15.64 ± 1.65	50.48	30.98
黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea*	8.97 ± 0.65	43.41	20.70
乳白香青 *Anaphalis lacteal*	15.98 ± 1.80	49.74	32.12
垂穗披碱草 *Elymus nutans*	16.40 ± 5.32	54.38	30.16

维普资讯 http://www.cqvip.com

然放置于独一味和黄花棘豆丛上。对10个较大的干草堆进行了详细的观测，翻开干草堆后发现禾草类植物下有独一味且其已经腐烂，但禾草类的植物只有贴近独一味的少部分腐烂，而直接放置于地面的干草堆大部分干草已经腐烂，肉眼观察腐烂程度高于前者。

2.4 挖洞的结果

由于高原鼠兔的洞道较复杂，挖洞时对草原的植被破坏较严重，因此，只对三个洞口附近干草堆较多的洞道进行挖掘。所挖出的植物以垂穗披碱草等禾草类为主，平均重量在1.5公斤左右。同时挖出许多长短不一的干草节。

3 讨 论

长期以来，众多学者对高原鼠兔是否在冬季来临前建立干草堆，以维持其冬季的食物资源存在许多争议。该哺乳动物被认为不具有贮草行为，因而有关贮存食物的行为尚未有报道（Wang et al，1989; Su et al，2004; Su & Liu，2000)。通过参考其他种类鼠兔的贮草时间，我们对高原鼠兔贮草时期的地面活动进行了观察，发现高原鼠兔确实具有贮存干草堆的行为，这与已报道的结论（Su et al，2004; Su & Liu，2000）不一致。高原鼠兔具有这种行为的原因分析如下：第一，研究领域地处青海南部，海拔较高，气候非常恶劣，经常遭受大雪侵袭。为适应当地的气候环境条件，高原鼠兔在长期的觅食压力下，发展了贮存食物的习性。这与山雀属的贮食行为具有相似之处。据分析，山雀的贮食倾向是随海拔高度的增高而增加的。因为高海拔处的寒冷季节较长，在寒冷季节食物贫乏或极难找到食物，冬季白天最短，使山雀的觅食时间大为减少(Krebs，1971; Krebs et al，1977)。第二，通过对果洛大武地区小型哺乳类动物的调查表明，高原鼠兔是这一地区的主要优势动物，占96.51%（Sheng et al，1984)，因此，这里的大部分食肉动物在很大程度上依赖于高原鼠兔。由于天敌的关系，迫使高原鼠兔在洞口、洞道以及洞内贮存大量的食物，以减少冬季出外觅食被捕食的风险。正如Formozov（1996）所推测，小型哺乳动物包括鼠兔贮食行为的进化是一种减少被捕食机会的适应，通过将食物搬运至洞口附近，以减少被捕食的风险。第三，高原鼠兔可能本身就具有贮存食物的习性。由于受观察地点和时间的限制，观测者不可能对所有高原鼠兔的分布区域进行观察。

高原鼠兔贮藏干草堆的时间是当地植物生长的旺盛期，其生物量已达到最大。贮草初期，高原鼠兔首先选择直立型的植物，如试验中所收集的乳白香青、垂穗披碱草、黄花棘豆等，当直立型植物逐渐减少时，它们继而转向低矮型植物，但刈割的数量较少，高原鼠兔的这一行为与国外文献中介绍的其他种类的鼠兔有许多相似之处（Dearing，1997a; Aho et al，1998; HunMammtly et al，1986; Conner，1983; Milllar & Zwickel，1972)。这种行为可以用最佳觅食理论来解释，即高原鼠兔通过花费很少的时间和能量而贮存大量的食物。因为直立型植物便于刈割且较易搬运，同时，适宜高度的食物可以使其缩短每次抬头的时间，防止天敌的侵袭。而采集低矮的植物时，每次抬头要花费较多的时间且搬运的数量也较少，同时，极易受到天敌的攻击（Conner，1983)。

通过对野外收集的材料与当地植被调查的结果进行比较后发现，高原鼠兔对所贮藏食物的选择与当地植被类型有一定的关系，这与Zhang（1984）的结论相一致。通过表1和表2也可说明其贮藏的植物是当地的优势种。通过对高原鼠兔贮草行为的初步观察，其贮草过程中的某些行为与已经报道的其他种类的鼠兔有所不同：高原鼠兔将采集的植物晾晒于附近具有宽大叶片的鲜活植物上，并且观察到，放置于独一味等叶片上的植物，其腐烂度低于直接放置于地面上的植物。高原鼠兔这一行为的产生可能是在长期进化过程中，为防止植物腐烂而发展出的一种食物处理的技巧。研究区每年的7月和8月气温较高且降雨较多，此时是高原鼠兔贮草的高峰期，其刈割下的植物在温度、湿度较适宜时容易腐烂。通过观察，8月份高原鼠兔将刈割的植物均放置于独一味、大黄叶片和黄花棘豆丛上，而9月下旬发现高原鼠兔将刈割的大多数植物直接放置于地面。国外其他学者在研究北美鼠兔时发现其在建立干草堆时通过选择含有酚类等次生化合物的植物，以延缓其他植物的腐烂（Aho et al，1998; Dearing，1996，1997b)。他们通过野外观察推测北美鼠兔在建立干草堆时有意选择了这些起防腐作用的植物。但后来Dearing（1996）通过实验室方法证明，这些植物并没有明显的防腐作用，不能作为干草堆中其他植物的天然防腐剂，但含有较多酚类的植物可以阻碍微生物的生长。有关高原鼠兔通过选

维普资讯 http://www.cqvip.com

择放置干草堆的位置，以防止其腐烂的机理尚须进一步的实验证明。

挖洞的结果表明，在所挖的三个洞中，高原鼠兔的储藏室中均有较多的禾草类植物，这与文献中对高原鼠兔食性所述一致，其喜食禾草类植物(Wang et al，1989；Jiang & Xia，1985)。同时在洞中发现大量被高原鼠兔咬成长短不一的禾草类植物，我们推测其是作为窝内的铺垫物。国外有些学者通过挖洞的结果认为，干草堆不仅仅作为冬季的食物来源，而是具有保暖或防止天敌等其他作用，因为所挖出的干草堆不足以维持整个冬季食物来源(Dearing，1997a；Conner，1983)。关于这一点目前仍有争论，须进一步的挖洞试验证明。

参考文献：

Aho K, Huntly N, Moen J, Oksanen T. 1998. Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem [J]. *Oecologia*, **114**: 405 - 409.

Bian JH, Zhou WY. 1999. Influence of predation risk on selection of food sizes for plateau pikas [J]. *Acta Theriol Sin*, **19** (4): 254 - 261. [边疆晖，周文扬. 1999. 捕食风险对高原鼠兔食物大小选择的影响. 兽类学报，**19** (4): 254 - 261.]

Conner DA. 1983. Seasonal changes in activity patterns and the adaptive value of haying in pikas (*Ochotona princeps*) [J]. *Can J Zool*, **61**: 411 - 416.

Dearing MD. 1996. Disparate determinants of summer and winter diet selection in a generalist herbivore [J]. *Oecologia*, **108**: 467 - 478.

Dearing MD. 1997a. The function of haypiles of pikas (*Ochotona princeps*) [J]. *J Mammal*, **78** (4): 1156 - 1163.

Dearing MD. 1997b. The manipulation of plant toxins by a food-hoarding herbivore, (*Ochotona princeps*) [J]. *Ecology*, **78** (3): 774 - 781.

Formozov AN. 1996. Adaptive modification of behavior in mammals of the Eurasian steppes [J]. *J Mammal*, **77** (2): 208 - 223.

Huntly NJ, Smith AT, Ivins BL. 1986. Foraging behavior of the pika (*Ochotona princeps*) with comparisons of grazing versus haying [J]. *J Mammal*, **67** (1): 139 - 148.

Jiang ZG, Xia WP. 1985. Utilization of the food resources by plateau pika [J]. *Acta Theriol Sin*, **5** (4): 251 - 262. [蒋志刚，夏武平. 1985. 高原鼠兔食物资源利用的研究. 兽类学报，**5** (4): 251 - 262.]

Kawamichi T. 1976. Hay territory and dominance rank of pikas (*Ochotona princeps*) [J]. *J Mammal*, **57** (1): 133 - 148.

Krebs JR. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L [J]. *Ecology*, **52**: 2 - 22.

Krebs JR, Erichsen JT, Webber MI, Charnov EL. 1977. Optimal prey selection in the great tit, *Parus major* [J]. *Anim behave*, **25**: 30 - 38.

Liang JR. 1981. Social structure of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) [J]. *Acta Theriol Sin*, **1** (2): 159 - 164. [梁洁荣. 1981. 高原鼠兔的家庭结构. 兽类学报，**1** (2): 159 - 164.]

Milllar JS, Zwickel FC. 1972. Characteristics and ecological significance of haypiles of pikas [J]. *Mammalia*, **36**: 657 - 667.

Shang YC. 1998. Behavioral Ecology [M]. Beijing: Beijing University Press. [尚玉昌. 1998. 行为生态学. 北京：北京大学出版社.]

Sheng SY, Cheng YG. 1984. Preliminary research on ecology of the plateau pika at Dawu area, Guoluo, Qinghai Province [J]. *Acta Theriol Sin*, **4** (2): 107 - 116. [沈世英，陈一耕. 1984. 青海省果洛州大武地区高原鼠兔生态学初步研究. 兽类学报，**4** (2): 107 - 116.]

Shi YZ. 1983. On the influences of range land vegetation to the density of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) [J]. *Acta Theriol Sin*, **3** (2): 181 - 187. [施银柱. 1983. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. 兽类学报，**3** (2): 181 - 187.]

Smith AT, Smith HJ, Wang XG, Yin XC, Liang JX. 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika (*Ochotona curzoniae*) [J]. *Acta Theriol Sin*, **6** (1): 33 - 43. [Smith AT, Smith HJ, 王学高，印象初，梁俊勋. 1986. 草原栖息高原鼠兔的社会行为. 兽类学报，**6** (1): 33 - 43.]

Su JP, Liu JK. 2000. Overwinter of small herbivorous mammals inhabiting alpine area [J]. *Acta Theriol Sin*, **20** (3): 186 - 192. [苏建平，刘季科. 2000. 高寒地区植食性小哺乳动物的越冬对策. 兽类学报，**20** (3): 186 - 192.]

Su JP, Lian XM, Zhang TZ, Cui QH, Liu JK. 2004. Hay-pile caches as witer food by Gansu pikas and its biological significance [J]. *Acta Theriol Sin*, **24** (1): 23 - 29. [苏建平，连新明，张同作，崔庆虎，刘季科. 2004. 甘肃鼠兔贮草越冬及其生物学意义. 兽类学报，**24** (1): 23 - 29.]

Wang QJ, Shi HL, Jing ZC, Wang CT, Wang FG. 2004. Recovery and benefit analysis of ecology on degraded natural grassland of the source region of Yangze and yellow rivers [J]. *Pratacul Sci*, **21** (12): 37 - 41. [王启基，史惠兰，景增春，王长庭，王发刚. 2004. 江河源区退化天然草地的恢复及其生态效益分析. 草业科学，**21** (12): 37 - 41.]

Wang XG, Smith AT. 1988. On the natural winter mortality of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*) [J]. *Acta Theriol Sin*, **8** (2): 152 - 156. [王学高，Smith AT. 1988. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 冬季自然死亡率. 兽类学报，**8** (2): 152 - 156.]

Wang ZX, Li DH, Wu YF, Zheng CL, Huang YZ, Cai GQ, Liao YF, Wang YX, Guo JT. 1989. A handbook of the economic wildlife of Qinghai [M]. Xining: Qinghai Republic Press. [王祖祥，李德浩，武云飞，郑昌琳，黄永昭，蔡桂全，廖炎发，王玉学，郭聚庭. 1989. 青海经济动物志. 西宁：青海人民出版社.]

Zhang DC. 1994. Haypiles behavioral of pika (*Ochotona daurica*) [J]. *Acta Biol Plateau Sin*, **12**: 195 - 200. [张道川. 1994. 达乌耳鼠兔 (*Ochotona daurica*) 贮草行为. 高原生物学集刊，**12**: 195 - 200.]

Zhong WQ, Zhou QQ, Sun CL. 1982. The relationship between caches selection of pika (*Ochotona daurica*) and population of its habitat [J]. *Acta Ecol Sin*, **2** (1): 77 - 84. [钟文勤，周庆强，孙崇潞. 1982. 达乌耳鼠兔的贮草选择与其栖息地植物群落的关系. 生态学报，**2** (1): 77 - 84.]